第12卷 第2期 动物学研究 Vol. 12, No. 2
1991年5月 ZOOLOGICAL RESEARCH May, 1991

长嘴百灵生长能学的研究*

邓合黎 张晓爱 林 鸣

（中国科学院西北高原生物研究所）

摘 要

通过测定雏鸟气体代谢和身体组织能量积累的方法，研究了长嘴百灵（*Melanocorypha maxima*）在自然条件下生长期间的能量投资。最小能量投资出现在0—1日龄，为15.94千焦耳/天；最大能量投资出现在10—11日龄，为90.44千焦耳/天。雏期的总能量投资是726.79千焦耳。其中生产能是365.40千焦耳，用于维持的能是361.39千焦耳。

关键词：能学，生长，长嘴百灵

生长能学的许多研究表明，早成、半早成、晚成及半晚成等几种不同发育类型的鸟生长过程中能量分配模式不同（Blem，1975；Dunn，1980；Ricklefs等，1980；Bryant和Hails，1983；Montevecchi等，1984；Williams和Prints，1986）。不同营巢类型（如开放、封闭及半封闭巢）的晚成鸟之间能量分配有何异同则未见报道。

长嘴百灵是高寒草甸环境中特有的常见鸟种，具有营地面开放巢、窝卵数少、生长快等特征，研究其雏鸟的生长能学，对研究地栖鸟类繁殖对策的进化有重要意义。

材料和方法

本研究于1987年4月至1988年7月在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站进行。实验材料取自沼泽草甸的20公顷样地内。繁殖季节从鸟配对开始进行观察，将发现的巢作编号标志，定期观察。雏鸟孵出当天为0日龄。每个日龄的雏鸟或逐日进行耗氧量测定，或按不同日龄处死一定数量雏鸟供解剖用。

1.取材和处理 按不同日龄取样，每日龄3—5只带回实验室后立即处死、称重（精确至0.01克）之后，分别取其皮羽、头、脑、胸肌、翅、腿肌、腿骨、心、肝、胃、肠（去内容物）等，在55°C的真空干燥箱中烘至恒重。样本烘干研磨后置石油醚：氯仿（5：1）的混合液内，用索氏脂肪提取器萃取脂肪。按下列公式计算身体成份：水

* 本项研究为国家自然科学基金资助项目。

本文1989年7月22日收到，同年11月13日修回。

份＝湿重－干重；脂肪＝干重－去脂肪干物质重。按下列转换因子计算组织能含量：1克脂肪相当于38千焦耳能量；1克去脂肪干物质相当于20千焦耳能量（Ricklefs，1974）。

2.耗氧量的测定 耗氧量是在雏鸟由亲鸟哺育的自然生长状态下，用自制密封式流体压力呼吸计测定的。耗氧量精确至1毫升。为了散热方便，呼吸室用铁皮制成，体积约500毫升，底部置氢氧化钾和变色硅胶，用来吸收二氧化碳和水汽。呼吸室置恒温水浴池内，测定温度选用接近亲鸟孵育时的温度（35°C）。每天接近黄昏时，从野外巢内取不同日龄雏鸟（注意保暖）送至实验室测定耗氧量，第二天清晨送回原巢，以保证亲鸟正常抚育。每次实验前后称重，并用半导体点温计测定泄殖腔温度。

实验雏鸟从离巢到开始实验大约经2—3小时，使其达消化吸收后状态，再放入呼吸室内静卧，待安定后开始实验。消耗的氧体积换算成标准状态下的体积。1毫升氧的能当量为20.1焦耳（Ricklefs等，1980）。

结果和讨论

一．雏鸟的生长 研究过程中，解剖各日龄雏鸟样本77只，测定各日龄雏鸟耗氧量104只/次，其结果绘成图1。从图1看出，雏鸟体重、脂肪重和去脂肪干物质重的增长均呈“S”形曲线，即可用Logistic公式$W_t = \frac{K}{1+e^{a-rt}}$拟合，式中$W_t$为t日龄的重

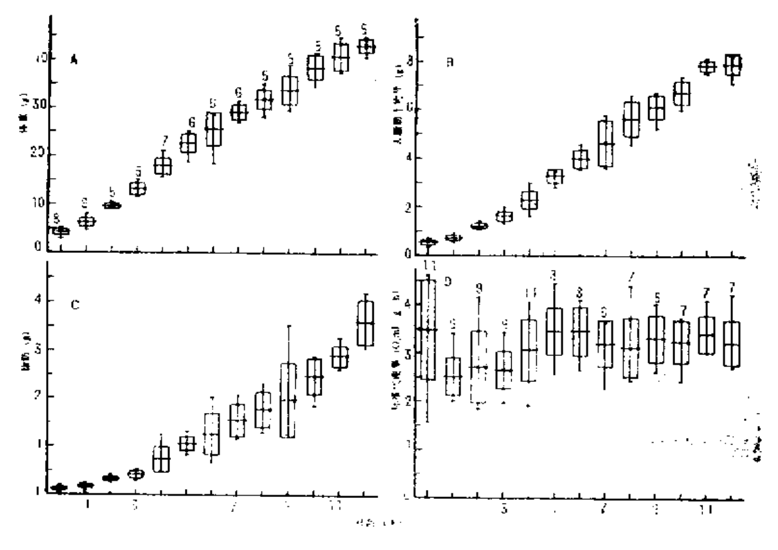


图1 雏鸟生长期间的体重、脂肪重、去脂肪干物质重及耗氧量（SMR）随日龄的变化
A．体重；B．去脂肪干物质重；C．脂肪重；D．SMR（图中数字为标本数）。

量，K是渐近线，a为常数，r为增长率。

在35°C的环境温度下，长嘴百灵雏鸟的平均耗氧量从刚孵出的3.48毫升/克/小时到离巢的3.23毫升/克/小时，似乎没有什么变化（图1）。如果按线性回归分析，则得二元一次方程：

$$Y = 2.879 + 0.038X$$

相关系数为0.207，显然不相关。因此在下面能量计算中，耗氧量按每日龄实测平均值计算。

雏鸟的体重（WM）从刚孵出的4.14±0.69增长到离巢时的42.89±1.53。

$$WM(克) = \frac{45.79}{1 + e^{2.54-0.386t}} (R^2 = 0.9916, \quad n = 77) \qquad (1)$$

新生雏体内含脂肪（L）0.14±0.02，到12日龄时，雏鸟体内含脂肪3.60克±0.47。

$$L(克) = \frac{4.93}{1 + e^{3.78-0.357t}} (R^2 = 0.9802, \quad n = 77) \qquad (2)$$

去脂肪干物质重（LDM）从新生雏的0.54（克）±0.11，增长到12日龄的7.91（克）±0.39。

$$LDM(克) = \frac{8.90}{1 + e^{3.11-0.405t}} (R^2 = 0.9954, \quad n = 77) \qquad (3)$$

二、生长能量的需求　1.生长过程中各种能量消耗的计算　生长能量的需求包括身体组织积累的生产能（P）和呼吸代谢所消耗的维持能（M）（Ricklefs 等，1980）。这种计算法涉及到以下几个假设：（1）脂肪和去脂肪干物质增长所积累的能量是雏鸟身体组织积累的能量。（2）由于雏鸟在巢内基本不运动，排泄能耗所占比例小，因此这两项可以忽略不计。（3）假设生产效率为75%，那么，组织积累能量除以0.75就是生长消耗的能量。（4）雏鸟生长时的生物合成能耗是组织积累能量的1/3。（5）雏鸟的维持能等于代谢能量减去生物合成能（Ricklefs，1974；Ricklefs等，1980）。

计算结果（见表1）表明：每只长嘴百灵雏鸟在生长过程中共积累3.33克的脂肪和7.41克的去脂肪干物质，两项合计相当于274.74千焦耳的能量。代谢能耗是452.05千焦耳。也就是说一只新生的长嘴百灵雏鸟生长到出窝前的第12天所需总能量为726.79千焦耳，其中用于生产的能量为365.40千焦耳，占总生长能量的50.28%；用于维持的能量为361.39千焦耳，占总生长能量的49.72%。

2.生长过程中能量分配的变化　长嘴百灵生长过程中能量及其分配的变化绘成图2。从图2可以看出，总的生长能量随日龄的增加而持续增加，在离巢前2天达到高峰，然后在离巢前1天有所下降，这与雏鸟离巢前体重的下降有关。脂肪的积累和维持能的变化趋势相似，即最大值出现在离巢前的2—3天，也是体重达到最大重量的时期。生物合成能和去脂肪干物质的积累仅在7—8日龄稍高，说明合成能最大的时期也与体重增长最快的时期相吻合。

表1　长嘴百灵雏鸟在生长期间的能量预算

Table 1. Calculations of the energy budget of a nestling Long-billed Calandra Lark

日龄 Age (days)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)
0－1	17.16	0.07	0.25	2.66	5.00	7.66	8.28	10.19	5.75	15.94
1－2	20.78	0.09	0.35	3.42	7.00	10.42	10.02	13.86	6.58	20.44
2－3	28.97	0.12	0.47	4.56	9.40	13.96	13.98	18.57	9.37	27.94
3－4	40.87	0.16	0.61	6.08	12.20	18.28	19.72	24.31	13.69	38.00
4－5	59.64	0.22	0.75	8.36	15.00	23.36	28.77	31.07	21.06	52.13
5－6	78.06	0.27	0.85	10.26	17.00	27.26	37.66	36.26	28.66	64.92
6－7	89.58	0.33	0.90	12.54	18.00	30.54	43.21	40.62	33.13	73.75
7－8	98.14	0.39	0.87	14.82	17.40	32.22	47.34	42.85	36.71	79.56
8－9	111.15	0.42	0.79	15.96	15.80	31.76	53.62	42.24	43.14	85.38
9－10	122.87	0.44	0.66	16.72	13.20	29.92	59.27	39.79	49.40	89.19
10－11	132.04	0.43	0.52	16.34	10.40	26.74	63.70	35.56	54.88	90.44
11－12	137.81	0.39	0.39	14.82	7.80	22.62	66.48	30.08	59.02	89.10
总计 Total	—	3.33	7.41	—	—	274.74	452.05	365.40	361.39	726.79

1.耗氧量（mlO_2/h）＝图1D各日龄SMR的平均值×〔公式（1）计算出的体重〕相邻两日龄体之差。
2.根据公式（2）算出每日龄积累的脂肪，相邻两日龄之差为该年日龄间隔里的脂肪积累量（克/天）。
3.根据公式（3）算出每日龄积累去脂肪干物质重，相邻两日龄之差为该年龄间隔里的去脂肪干物质积累量（克/天）。
4.积累脂肪的能当量（千焦耳/天）＝（2）×38千焦耳（克·脂肪）。
5.积累去脂肪干物质的能当量（千焦耳/天）＝（3）×20千焦耳/克·去脂肪干物质。
6.组织积累能量（千焦耳/天）＝（4）＋（5）。
7.耗氧量能当量（千焦耳/天）＝（1）×24小时/天×20.1千焦耳/毫升·氧×1000
8.生产能量（千焦耳/天）（假设生产率为75%）＝组织积累能量÷0.75。
9.维持能量（千焦耳/天）＝〔（7）－0.33×（6）〕。
10.生长总能量需求（生产能＋维持能；千焦耳/天）＝（8）＋（9）。

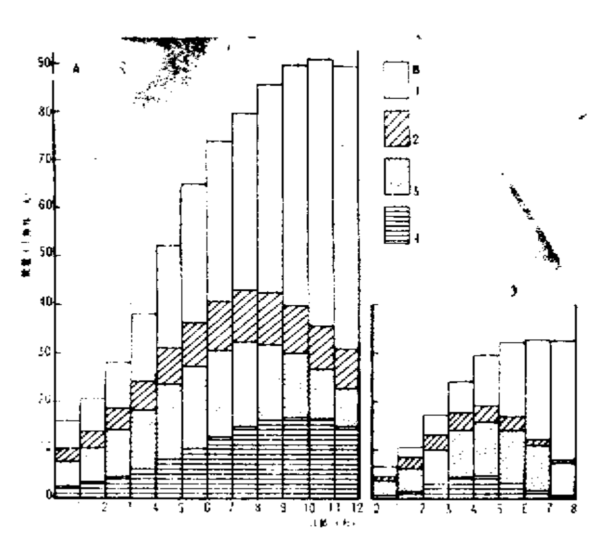


图2　生长期间耗氧量和能量积累计算

A.长嘴百灵　B.美洲稀树草鹀　1.维持能　2.生物合成能　3.去脂肪干物质　4.脂肪

美洲稀树草鹀（*Passerculus sandwichensis*）虽与长嘴百灵在分类地位和个体大小上差异较大，但都是地面营开放巢的晚成鸟类，有可供比较的生态学基础。为此，我们将二种生长能学资料进行如下处理：将各日龄中出现的最大生长能量作为100，将孵出后和离巢前一天及生产能最大值当天的生长能及其组份（维持能、生产能、生物合成能）与最大生长能量相比之值列在表2。从表2可以看出，孵出、离巢和生产值达最大时，长嘴百灵和美洲稀树草鹀的生物合成能和生长能量与最大生长能量的比值都没有大的差异。去脂肪干物质积累的量与最大生长能的比值有很大差异，后者显然高于前者。离巢时，长嘴百灵的脂肪积累大于草鹀，而草鹀的维持能大于百灵（图2）。这些异同说明，开放营巢的地栖性晚成鸟类生长能量的分配模式基本相同，表现出的某些明显差异，可能与巢的热环境和食物条件有关。

表2 孵出、离巢和生产能达最大值时的生长能及其组分和生长能达最大值时生长能的比值

Table 2. Ratio between the growth energy and it section at hatching, fledging, maximal value of productive energy and the growth energy at maximal value of growth energy

种类 项目 日龄	长嘴百灵 *Melanocorypha maxima*					美洲稀树草鹀 *Passerculus sandwichensis*				
	生长能量	生物合成能	去脂肪干物质	脂肪	维持能量	生长能量	生物合成能	去脂肪干物质	脂肪	维持能量
孵出	17.6	2.8	5.5	2.9	6.4	20.3	3.8	9.2	2.0	5.1
离巢	98.5	8.3	8.6	16.4	65.3	99.1	6.9	20.2	2.2	75.4
生产能达最大值	88.0	11.8	19.2	18.1	40.6	90.5	14.5	33.7	14.3	31.8
生长能达最大值	100.0	9.8	11.5	16.4	60.7	100.0	9.3	28.2	5.1	62.5

此外，百灵雏鸟的维持能和生产能几乎各占总生长能的1/2。而草鹀的维持能和生产能分别占总生产能的46.1%和53.9%。研究方法，百灵雏的耗氧量是在标准条件下测得的SMR，维持代谢应该低于白天测的RMR的草鹀（Williams和Prints，1986），然而，结果却相反。如果用相同方法测定其耗氧量，百灵雏的维持代谢将会更高，这是不是高寒环境中晚成鸟的普遍特性，还值得进一步研究。

参 考 文 献

Blem, C. R. 1975 Energetics of nestling House Sparrows (*Passer domesticus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 52A:

Bryant, D. M., and C. J. Hails 1983 Energetics and growth patterns of three tropical birds species. *Auk* 100:425-439.

Dunn, E. H. 1980 On the variability in energy allocation of nestling birds. *Auk* 97: 19-27.

Montevecchi, W. A., R. E. Ricklefs, I. R. Kirkham and D. Gabaldon 1984 Growth energetics of nestling Northern Gannets (*Sula bassanus*). *Auk* 101 334-341.

Ricklefs, R. E. 1974 Energetics of reproduction in birds. pp. 152-292 in Avian energetics (R. A. Paynter, Ed.). Publ. Nuttall Ornithol. Club No. 15.

Ricklefs, R. E., S. C. White and J. Cullen 1980 Energetics postnatal growth in Leach's Storm-Petrel.

Auk 97: 566-575.
Williams, J. B. and A. Prints 1986 Energetics of growth in nestling Savannah Sparrows: a comparison of doubly labeled water and laboratory estimates. *Condor* 88: 74-83.

ENERGETICS OF GROWTH IN NESTLING LONG-BILLED CALANDRA LARK

Deng Heli Zhang Xiaoai Lin Ming

(*Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica*)

We measured the consumption of oxygen and the accumulation of energy in fat and tissues of nestling Long-billed Calandra Larks (*Melanocorypha maxima*) at Haibei Research Station of Alpine Meadow Ecosystem, *Academia Sinica*, from April, 1987 to July, 1988. Seventy-seven of nestling Long-billed Calandra Larks are used to carcass analysis, one hundred four of them are used to determination of oxygen consumption.

From data on oxygen consumption of individual nestling in metabolism chambers at 35°C, we calculated that a neonate metabolized 452.05 KJ of energy during the twelve days. Applying standard conversion factors, we determined that a nestling accumulated 126.54 and 148.20 KJ of energy in lipid and nonlipid dry matter, respectively, for a total production of 365.40 KJ. From our analysis using data obtained in the laboratory, total energy expenditure for growth equaled 726.79 KJ, 50.28% of them used to production, 49.72% of them are used to maintenance.

Analysis are shown that the patterns of daily change in growth energy for Long-billed Calandra Lark and Savannah Sparrows (*Passerculus sandwichensis*) are the same, but the pattern of distributed energy are different. Accumulated amount of nonlipid dry matter in tissues of nestling Savannah Sparrows are higher than Long-billed Calandra Larks, but their lipid accumulation are lower than the latter when fledging. Ratio of energy expenditure for maintenance in Savannah Sparrows are higher than Long-billed Calandra Larks during growth.

Key words: Energetics, Growth, Long-billed Calandra Lark